Zur Entwicklungsgeschichte der Thalassicollen.

Inauguraldissertation

der

philosophischen Fakultät (Sekt. II)

der

Ludwig Maximilians-Universität München.

Von

W. Huth
(aus Altenburg, Herzogtum).

Tag der Promotion: 22. Mai 1912.

Zur Entwicklungsgeschichte der Thalassicollen.

Inauguraldissertation

der

philosophischen Fakultät (Sekt. II)

der

Ludwig Maximilians-Universität München.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

Von

W. Huth

(aus Altenburg, Herzogtum).

Tag der Promotion: 22. Mai 1912.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548316_0015

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhalt.

I. Einleitung.
II. Material und Technik.
1. Thalassicolla spumida.
2. Thalassicolla nucleata.
3. Thalassoxantium.
Technische Methoden.
III. Geschichte der Thalassicollaforschung.
IV. Entwicklung von Thalassicolla spumida und nucleata.
1. Thalassicollen, aus deren Primärkern stark chromatische Tochterkerne in Schlauchgruppen auswandern.
2. Thalassicollen, deren Primärkern restlos in Tochterkerne mit chromatinarmen Spindeln zerfällt.
3. Binnenkörper und Nucleolen.
4. Befunde an Thalassicollen mit zwei Kernen, von denen der eine den in Abschnitt IV, 1, der andere den in IV, 2 beschriebenen Kernen entspricht.
5. Kurze Rekapitulation der Befunde.
V. Deutung der Befunde und kritische Literaturbesprechungen.
1. Der Binnenkörper und die Genese der Tochterkerne.
2. Hertwig's Chromidienlehre und Hartmann's Energidenlehre.

I. Einleitung.

Durch die in seiner großen Radiolarienmonographie (1862) niedergelegten Forschungsresultate Haeckel's wurde in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts zum ersten Mal die Aufmerksamkeit weiterer Kreise auf die schönen Formen der Radiolarien gelenkt.

Das Interesse der wissenschaftlichen Forschung im heutigen Sinne begann aber für die Radiolarien erst rege zu werden, als in den Fortpflanzungsweisen dieser Tiere höchst merkwürdige Tatsachen zunächst unzusammenhängend von einzelnen Forschern gefunden wurden.

Einheitlich zusammengefaßt, mit den herrschenden Auffassungen in Einklang gebracht und durch eigene Forschungen und Methoden vielseitig ergänzt wurden diese Tatsachen zum ersten Mal von R. Hertwig 1876.

Eine ausführliche Bearbeitung erfuhren die Radiolarien durch Brandt, der an der Hand reichen Materials weitere bedeutsame Feststellungen über ihre Entwicklung machen konnte.

Von den Radiolarien, die bisher cytologisch eingehender bearbeitet wurden, bilden die Thalassicollen durch ihre im Protistenreich fast einzig dastehende Größe besonders günstige Studienobjekte.

Durch Verfügung des Königlichen Ministeriums der geistlichen, Unterrichts- und Medizinalangelegenheiten wurde mir für die Monate Februar bis Mai 1911 ein Arbeitszimmer an der zoologischen Station des Aquariums zu Neapel zum weiteren Studium der Thalassicolliden reserviert. Nachdem ich in den genannten Monaten ein sehr reiches Material in Neapel gesammelt habe, sage ich den Herren der zoologischen Station in Neapel für das außerordentlich liebenswürdige Entgegenkommen und die wertvolle Unterstützung, die mir von ihrer Seite beim Sammeln des Materials zuteil geworden ist, meinen aufrichtigsten Dank.

Mein ganz besonderer Dank gebührt aber meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. M. Hartmann, der mich auf das schöne und interessante Studienmaterial, welches die Thalassicolliden bilden, aufmerksam machte, mir sein gesamtes Material zur Verfügung stellte und mir während der Arbeit mit Rat und Tat zur Seite stand.

II. Material und Technik.

Der vorliegenden Arbeit ist das etwa 200 Thalassicollen umfassende Material von Herrn Prof. Dr. HARTMANN und das von mir gefangene von rund 800 Exemplaren zugrunde gelegt. Beide Materialien sind z. T. auf offener See direkt nach dem Fang fixiert worden. Das HARTMANN'sche Material ist in Sublimateisessig, Sublimatalkohol und FLEMMING'scher Flüssigkeit sehr schön fixiert. (Über meine Fixiermethoden siehe S. 6.)

Die für Studienzwecke besten, weil jüngsten Tiere wurden bei Messina gefunden, wo Tiefenströmungen zahlreiche Jugendformen an die Meeresoberfläche führen. Der überwiegend größte Teil des Materials stammt jedoch aus Neapel, weil dort naturgemäß die Bedingungen für Fang und Untersuchung ungleich bessere sind als bei Messina.

Während meines dreimonatlichen Aufenthaltes in Neapel (und Messina) im Frühjahr 1911 fand ich in größerer Anzahl 3 verschiedene Species von *Thalassicolla* vor und zwar:

1. *Thalassicolla spumida* (HAECKEL)
2. *Thalassicolla nucleata* (HUXLEY em. BRANDT)
3. *Thalassoxantium* (?) (HAECKEL).

1. *Thalassicolla spumida*

ist von sehr wechselnder Größe. Ihr Durchmesser beträgt 1,5—7 mm. Ihre Zentralkapsel variert zwischen 0,2 und 1,3 mm, ihr Kern zwischen rund 0,1—0,8 mm im Durchmesser.

Das Extrakapsularium der *Thalassicolla spumida* hat je nach äußeren Bedingungen, Reizen und Alter verschiedene Konsistenz und Form.

Junge Stadien dieser Species zeigen nur eine Lage birnenförmiger Vacuolen.

In dem Extrakapsularium, das einen hyalinen Charakter hat, liegen verstreut oder direkt an der Zentralkapselmembran die gelben Zellen. Die Zentralkapsel selbst hat hell- bis dunkelbräunliche Färbung. Mit dem Größerwerden dieser Species beginnen die Vacuolen des Extrakapsulariums mehrere Reihen zu bilden. Bald treten auch, meist dicht an der Zentralkapsel, kleine, sehr stark lichtbrechende Kugeln auf.

Für die überwiegende Mehrzahl aller von mir gefangenen Tiere ist ein absolutes Schema für die Form des Extrakapsulariums meines Erachtens nicht aufzustellen.

2. *Thalassicolla nucleata.*

Der Bau ihres Extrakapsulariums ist von dem der *spumida* äußerlich so auffällig unterschieden, daß man von Reizeinflüssen als Ursache dieser Unterschiede keinesfalls mehr reden kann. Vor allem zeichnen sich sämtliche *nucleata*, auch die jüngeren, durch tiefschwarze Pigmentierung der Zentralkapsel aus. Um die Zentralkapsel herum liegt eine dichte Zone ganz kleiner Vacuolen. Diese Zone wird von einer peripheren Zone umgeben, welche hyalines Aussehen hat, von Pseudopodien sehr schwach durchsetzt ist und gegenüber den kleinen der Zentralkapsel anliegenden Vacuolen sehr große Vacuolen enthält, welche außerordentlich reizempfindlich, daher oft am frischen Fangmaterial nicht zu finden sind. Die Großvacuolenzone ist von der Kleinvacuolenzone stets scharf abgegrenzt, nie sind Übergänge zu sehen.

3. *Thalassoxantium* (?)

hat im Extrakapsularium feine Nadeln. Sie ist im Leben wie auf Querschnitten der *Thalassicolla spumida* sehr ähnlich.

Neben den 3 genannten Thalassicollen-Species ist von nahestehenden Formen häufiges Vorkommen von *Thalassophysa pelagica* (Brandt) und *Aulacantha scolymantha* (Borgert) zu erwähnen, von denen — natürlich neben sehr reichlichem Polyzoen-Material — im Februar bis Mai viele vorkamen. In Messina fing ich im April eine größere Anzahl ziemlich großer Physematien.

Technik.

Bei Wahl des Fixiermittels ist der beabsichtigte Erfolg maßgebend. Soll das gallertige Extrakapsularium erhalten bleiben, darf Alkohol nicht in reicherer Menge im Fixiermedium enthalten sein.

Eine in Flemming fortis (durch einige Tropfen Seewasser verdünnt) fixierte, in 65 proz. Alkohol konservierte, sehr große *Thalassicolla nucleata*, welche dann durch die Alkoholstufen und Chloroform

zur Einbettung gebracht wurde, hatte im Leben als größten Zentralkapseldurchmesser genau 1600 μ, auf dem Objektträger 1200 μ, hatte also durch die Behandlung 25 Proz. ihrer linearen Größe eingebüßt. Nach weiteren bestätigenden Prüfungen kann ich für die Linearmasse der Zentralkapsel von Thalassicollen, welche in obiger Weise behandelt wurden, die Formel aufstellen:

$$\frac{\text{Lebend}}{\text{konserviert}} = \frac{4}{3}$$

Dies ist bei den Größenangaben der Zeichnungen, die nach kons. Material gemacht sind, zu berücksichigen.

Da mir in erster Linie daran lag, für *Thalassicolla* (vegetative und) generative Altersreihen aufzustellen und hierzu bei allen Tieren unter möglichst gleichen Voraussetzungen gearbeitet werden mußte, habe ich den allergrößten Teil der Tiere in Flemming fortis gleichmäßig fixiert. Wo nötig, wurde mit Äther entfettet und mit Wasserstoffsuperoxyd gebleicht. Dabei habe ich gefunden, daß die Schnitte meines Objektes auch bei 75 proz. Wasserstoffsuperoxyd-Gemisch nicht so angegriffen wurden, wie durch die Kaliumchlorat-Methode, obgleich ich durch jenes schneller zum Ziele kam.

Die gleiche Erwägung, die mich veranlaßte, das Material möglichst gleichartig zu fixieren, ließ mich auch für alle Tiere zunächst eine einheitliche Färbemethode (Heidenhain'sches Eisenhämatoxylin) wählen.

Ich verfuhr dabei jedoch so, daß ich die meisten Tiere auf je 2 verschiedene Objektträger trennte. Um immer den größten Durchmesser von Zentralkapsel und Kern beim Hauptpräparat (a) zu haben, verschnitt ich etwa $^2/_3$ jeden Tieres auf den für Heidenhain bestimmten a-Objektträger, das restierende Drittel auf einen zweiten, b-Objektträger. Sämtliche b-Objektträger bewahrte ich bis zur Durchsicht der a-Objektträger ungefärbt auf und wählte erst danach Kontrollfärbungen für bestimmte b-Objektträger zur Lösung von Spezialfragen. Die Heidenhain-Färbung, die allein angewandt, leicht zu Fehlschlüssen führen kann, wurde auf diese Weise in ausgiebigstem Maße durch andere Methoden kontrolliert und ergänzt.

Wo in dieser Arbeit nicht eine andere Technik angegeben ist, beziehen sich alle Angaben auf Flemming fortis oder tenuis Fixierung und Heidenhain-Färbung.

Für das Fixieren von Sporenausstrichen ergaben die bisher genannten Methoden schlechte bis unbrauchbare Resultate. Dagegen fixierten 1 proz. Osmiumdämpfe die Sporen recht gut.

III. Geschichte der Thalassicollaforschung.

Der Name *Thalassicolla* erscheint zum ersten Male in der Literatur bei Huxley (1851), dem Entdecker dieses Radiolars. Freilich faßte Huxley unter dem Namen *Thalassicolla punctata* mehrere polyzoe Radiolarien: *Collozoum inerme, Collosphaera* Huxleyi und *Sphaerozoum punctatum* zusammen, denen er die *Thalassicolla nucleata* nur als eine vermutlich zum Zweck der Fortpflanzung isolierte und modifizierte Zentralkapsel gegenüberstellt.

In richtiger Erkenntnis der Tatsachen stellte er also die monozoe Zentralkapsel mit dem Binnenbläschen als vermutlichen Kern einer einzelnen Zelle (Zentralkapsel) der polyzoen Radiolarien gleich.

In der Zentralkapsel der *Thalassicolla nucleata* stellte er

1. das Binnenbläschen („Kern“ bei ihm mit Fragezeichen)
2. die Eiweißkugeln mit Konkretionen

fest, wenn auch die Namengebung für diese heute in ihrer physiologischen Bedeutung noch nicht klaren Gebilde erst durch spätere Autoren erfolgte. Im Extrakapsularium erkannte er

1. die radiär ausstrahlenden Pseudopodien und ihre Körnchenströmung,
2. Flüssigkeitsräume, die er den Vacuolen von Infusorien und Rhizipoden gleichstellt,
3. gelbe Zellen.

In der zweiten im Jahre 1858 folgenden Beschreibung von Joh. Müller finden wir unter dem Namen *Thalassicolla nucleata* (ebenso wie bei Huxley) noch alle ihm vorgekommenen, heute unterschiedenen Species von *Thalassicolla* vereint. Ein der *Thalassicolla nucleata* besonders zukommendes Charakteristikum hebt Müller allerdings hervor: die starke Pigmentierung der Zentralkapselmembran.

Den extrakapsulären Alveolen spricht er den Charakter von Zellen zu, die entsprechend seiner Auffassung, daß die Gallerte nur eine Quellungserscheinung infolge von Berührungsreizen sei, mit einer Membran umgeben sein müssen. In der Zentralkapsel bezeichnet er den Kern als Zelle, in der er zahlreiche blasse, durchsichtige Körperchen (Nucleolen) erkannte.

Ferner schildert Müller eine zweite *Thalassicolla*, deren Extrakapsularium eigentümliche Körper (Spikeln?) enthält, und die er *Thalassicolla morum* nennt; diese zeigt nach seiner Beschreibung wankende drehende Eigenbewegung.

Thalassicolla morum wurde von Haeckel mit dem Namen *Thalassosphaera morum* belegt.

Im gleichen Jahre veröffentlichte Schneider (1858) eine kurze Mitteilung „über zwei neue Thalassicollen von Messina". Schneider beschreibt hier neben einer Physematiumform eine *Thalassicolla coerulea*. Diese ganz kurze Beschreibung scheint mir insofern bemerkenswert, als sie die heute *nucleata* benannte Form (ohne ersichtlichen Grund von Schneider abweichend *coerulea* benannt) zum ersten Mal in ihrer äußeren Erscheinungsform richtig charakterisiert und auch eine die beiden Vacuolenschichten des Extrakapsulariums im Schema gut wiedergegebene Zeichnung enthält.

Schneider hat ferner bei *Thalassicolla* als erster in der Zentralkapsel „Ballen einer krümlichen Substanz, welche dicht gedrängt aneinanderzuliegen schienen," gesehen. „Diese Ballen umschlossen helle Körperchen, welche eine schwache zitternde Bewegung zeigten." Auch sah er an diesen Körperchen „kleinere fadenförmige Fortsätze auftreten und verschwinden, welche sich geißelartig bewegten".

1862 erscheint Haeckel's große Radiolarien-Monographie. Uns interessiert aus dieser in ihrer Zeit einzig dastehenden Arbeit vor allem zweierlei. Erstens, wie Haeckel die Thalassicollen morphologisch beschreibt, und zweitens, wie er sie systematisch stellt. Der Hauptpunkt, in dem Haeckel von den späteren Autoren in bezug auf den morphologischen Wert der einzelnen Elemente der Thalassicollen abweicht, ist der, daß er Extrakapsularium und Zentralkapsel für zwei nur locker verbundene anatomische Einheiten erklärt.

Systematisch zweigt Haeckel hier von den Thalassicolliden die Thalassosphaeriden ab, für die er als Systemkennzeichen Nadeln, die ungeordnet im Extrakapsularium liegen, angibt. Da Brandt feststellte, daß Nadeln bei der gleichen Species vorhanden sein oder fehlen können, verlieren sie sehr an systematischem Wert.

Eine wichtige Mitteilung macht Schneider 1867: Er schälte die Zentralkapsel einer *Thalassicolla* aus dem Extrakapsularium aus und beobachtete, wie dieses sich nach 12 Stunden zu regenerieren begann und sich weiter wieder ganz erneute. Dieses Experiment gelang ihm an einer *Thalassicolla nucleata* dreimal hintereinander.

Die 1871 von Cienkowski veröffentlichte kurze Studie erwähnt *Thalassicolla* nur referierend (Schneider's Sporenbefund), ist aber indirekt auch für die Forschungsentwicklung der *Thalassicolla* von Bedeutung, da sie an *Sphaerozoen* und *Collozoum inerme* die ersten auf sichere Beobachtungen gestützten Beschreibungen von Sporen als Fortpflanzungskörper gibt.

Die erste, nach heutiger Auffassung wissenschaftlich erschöpfende Darstellung von Bau und Entwicklung einer *Thalassicolla* gibt Richard Hertwig 1876.

Die Zentralkapsel enthält, wie schon früher bekannt:

1. Das Binnenbläschen,
2. die intrakapsulare Sarkode,
3. Eiweißkugeln mit verschiedenen Einschlüssen,
4. einfache Fettkugeln,
5. wasserhelle Bläschen.

Punkt 1 und 5 kann eventuell abwechselnd fehlen.

1. Das Binnenbläschen (Kern) ist ein völlig durchsichtiger wasserheller Körper im Zentrum der Zentralkapsel. Es wird von einer zarten „getupfelten" Membran umgeben.

Als erster sah Richard Hertwig im Binnenbläschen eines 180 μ großen (also jungen) Kerns den „eigentümlich mäandrisch gewundenen" innenkörper.

Der Binnenkörper zerfiel bei Hertwig's Beobachtung alsbald in einzelne kleine Körper, die beim Öffnen zu einer gelblichen, homogenen Masse gerannen. Bei Karmin nahmen diese Körper eine dunklere Färbung an als die Kernflüssigkeit.

2. Die intrakapsuläre Sarkode schildert Hertwig als „eine an Fettkörnchen reiche zähe Masse" von trübem, gelblichem Aussehen, wodurch sie gegen die helle durchsichtige Sarkode der meisten Radiolarien kontrastiert.

3. Die Eiweißkugeln sind in Seewasser und Reagentien sehr leicht löslich, darum findet man die in ihnen liegenden Konkretionen oder Ölkugeln auf Präparaten sehr oft freiliegend.

4. Über das Fett spricht sich Hertwig an dieser Stelle nicht näher aus.

5. Die wasserhellen Bläschen sind homogene, in Chromsäure gerinnende, rundliche Körper. Imbibitionen wollten weder mit Karmin noch mit Hämatoxylin gelingen.

Die Kernnatur dieser Bläschen geht zweifellos aus Spirituspräparaten hervor, auf die später eingegangen wird.

Seine Forschungsresultate gruppiert er in:

a) „Thalassicollen mit Binnenbläschen" (Primärkern) „aber ohne Kerne" (Sekundärkerne)

b) „Thalassicollen mit Binnenbläschen und Kernen."

Zu a), 1. Binnenbläschen: kuglig, doppeltkonturierte Membran mit Porenkanälen, 0,3—0,5 mm groß. Binnenkörper (Nucleolen)

nie fehlend, welche fettähnlich sich mit Hämatoxylin stark imbibieren, sie sind von verschiedener Form, gruppieren sich oft radiär, wobei zentrale Strahlung auftritt. Sehr wahrscheinlich sind die Binnenkörper von der Binnenfigur abzuleiten. Nach rosenkranzförmigen Abschnürungen werden die Binnenkörper zu kleinen Kugeln. Nur selten sind die Binnenkörper von einer Rindenschicht umgeben. Einmal fand Hertwig die Binnenkörper rings um einen kreisförmigen mit stark sich färbenden Körperchen erfüllten Teil des Primärkerns gelagert (vgl. meine Fig. 19, die die „Chromatinfadenkugel" wiedergibt).

2. Protoplasma: Stark durchsetzt von Alveolen, (Vacuolen) die im Leben von Eiweißkugeln erfüllt sind. Nur die peripheren Alveolen enthalten noch Konkretionen.

Das Plasma enthält hier nie (Sekundär-)Kerne.

zu b), Talassicollen mit Binnenbläschen und Kernen.

1. Exemplare mit Nucleolen im Binnenbläschen, deren Plasma wenige Kerne zeigt.

2. Exemplare ohne Nucleolen im Binnenbläschen, deren Pasma zahlreiche Kerne zeigt.

Die Beurteilungen Hertwig's über seine Beobachtungen an *Thalassicolla nucleata*

bestehen:

1. in der Deutung der einzelnen Teile der Organisation und

2. darin, „den zwischen den verschiedenen Zuständen bestehenden Zusammenhang zu konstruieren".

Kardinalpunkt in Frage 1 ist der histologische Wert des Binnenbläschens.

Sein färberisches Verhalten, seine Bestandteile (Membran, flüssiger Inhalt und Nucleolen) und ein Vergleich mit ähnlich gebauten Gebilden, die unzweifelhaft Zellkerne sind, beweisen, „daß das Binnenbläschen den Formwert eines hochdifferenzierten Zellkernes besitzt".

Die zweite Frage nach dem Zusammenhang zwischen den verschiedenen Formzuständen löst Hertwig im Ansehen der beiden oben angeführten Zustände (a Binnenbläschen und Plasmakerne, b Binnenbläschen ohne Plasmakerne) klar und kurz folgendermaßen:

Anfänglich ist die Zentralkapsel ein einzelliger Körper mit großem, zentralem Kern, dem Binnenbläschen; allmählich entstehen

im Protoplasma, das zwischen dem Kern und der Kapselmembran liegt, kleine Kerne, die sich durch Teilung vermehren, während im Binnenbläschen zunächst die Binnenkörper verschwinden, später dieses selbst sich rückbildet. Im Verlauf dieses Prozesses lösen sich die anfänglich vorhandenen Öltropfen und Konkrementkugeln auf, und es zerfällt der Kapselinhalt in zahlreiche Stücke, diese wieder in die einzelnen Schwärmeranlagen.

Über die Abstammung der im Plasma liegenden Tochterkerne äußert sich Hertwig dahin, daß die Kerne vom Binnenbläschen abstammen und zwar speziell von dem in ihm enthaltenen Binnenkörper, und daß das Binnenbläschen ein Mutterkern oder, richtiger gesagt, eine Art Brutraum ist, in dem eine jüngere Generation von Tochterkernen erzeugt wird.

Als nächste Arbeit, die sich zwar nicht mit *Thalassicolla* speziell befaßt, wohl aber für ihr Verständnis viel Neues und unumgänglich Wissensnötiges enthält, ist die Monographie, die Brandt 1885 über „die koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel" veröffentlichte. Ein näheres Eingehen auf die sehr inhaltvolle Arbeit liegt nicht im Rahmen einer *Thalassicolla*-Bearbeitung.

1887 bleibt Haeckel trotz der oben erwähnten Regenerationsversuche von Schneider (1867) und trotz der inzwischen erschienenen umfassenden und klärenden Arbeit Hertwig's (1876) noch immer bei seiner Behauptung, daß die Zentralkapsel für das Leben der Radiolarien von geringerer Bedeutung sei als das Extrakapsularium.

Im übrigen bringen seine Veröffentlichungen über die Challenger-Expedition vor allem Artbeschreibungen und Systematik.

1891 gibt Verworn in seiner Arbeit über „die physiologische Bedeutung des Zellkerns" zum ersten Mal ausführlichere Schilderungen über die physiologischen Vorgänge am Extrakapsularium der *Thalassicolla pelagica*:

Protoplasmastörung auf den Pseudopodien in proximaler und distaler Richtung; bei Reizung:

1. nur zentripetale Strömung und Einziehen der Pseudopodien,

2. Platzen der äußeren Vacuolen, wodurch die extrakapsuläre Protoplasmamasse kompakter wird, das Tier zu sinken beginnt. Bei Aufhören der Reizung regeneriert sich das Extrakapsularium im umgekehrten Sinn.

Brandt veröffentlichte 1895 seine „Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien".

Mit einer kurzen, sehr interessanten Mitteilung über *Thalassicolla* hatte Brandt 1890 zum ersten Male seine Studienresultate über die

Fortpflanzung dieser Protozoen, für die er einen Generationswechsel, ähnlich dem der Foraminiferen aufstellte, der Öffentlichkeit übergeben, eine vorläufige Mitteilung, der eine ausführliche Arbeit 1905 folgte.

Auf diese Arbeiten wie auch auf die neueren von Hartmann und Hammer 1909, sowie auf eine Arbeit Moroff's 1910 bin ich in meiner vorläufigen Mitteilung 1911 schon eingegangen und muß sie unten z. T. bei der Deutung meiner Befunde besprechen, so daß ich sie hier nur der Vollständigkeit halber erwähne.

IV. Entwicklung von *Thalassicolla spumida* und *nucleata*.

Allgemeines über Beginn und Verlauf von zwei verschiedenen generativen Zuständen.

Sämtliche von mir gefundenen und geschnittenen Species, an denen überhaupt eine generative Entwicklung festzustellen war, lassen sich in zwei scharf voneinander zu scheidende Entwicklungsserien gruppieren.

Wohl finden sich in der Literatur bisher Einzelangaben, die erkennen lassen, daß der eine oder andere Entwicklungstyp im Einzelfalle vorlag, nirgends aber ist bisher auf die überaus wichtigen und außerordentlich klaren Scheidungsmerkmale hingewiesen worden, welche die beiden ganz verschiedenen Entwicklungsweisen durchgehend kennzeichnen.

Diese Scheidungsmerkmale liegen vor allem in der Morphologie der charakteristischen Figuren, unter denen sich die Tochterkerne zweiteilen.

Bei der einen der beiden obengenannten Serien teilen sich die Tochterkerne unter stark chromatischen, die Chromosomen klar markierenden Mitosen, deren beide Hälften ausgesprochene Glockenformen zeigen (Fig. 1 c). Diese Tochterkerne liegen im Primärkern in Schläuchen (Fig. 2), wandern alsbald aus dem Primärkern aus (Fig. 3). Nach starker Vermehrung der Schläuche platzen diese auf und erfüllen die ganze Zentralkapsel mit Sporen.

Es bleibt ein Primärkernrest, der erst beim Ausschwärmen der Sporen schwindet.

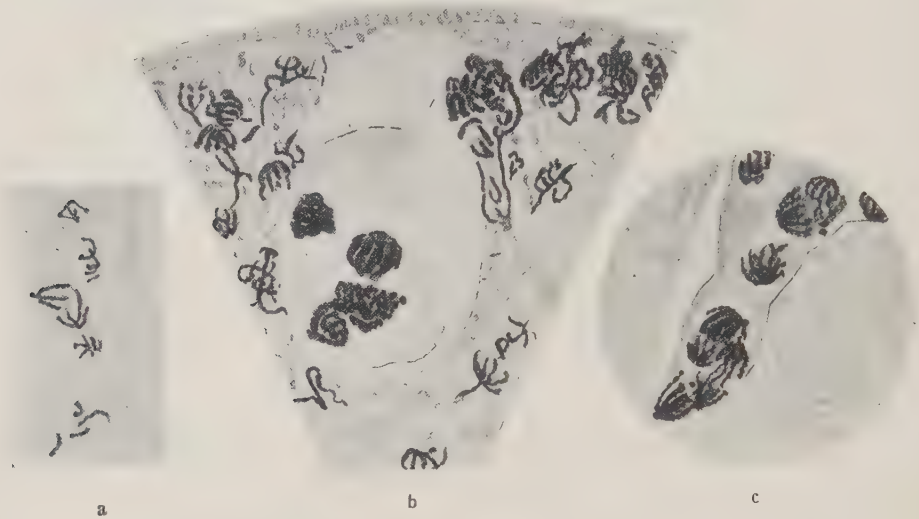

Fig. 1. Schlauchkernbildungen. Zeiss 2 mm Imm., Oc. 12. Abbe Zeichenapparat.

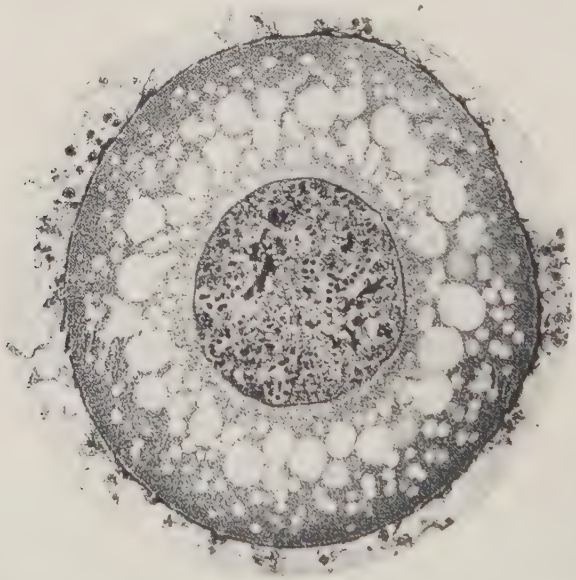

Fig. 2. Photographie von Schlauchtochterkernen im Primärkern. Zentralkapsel 400 μ.

Zur kurzen Charakterisierung nenne ich diese Entwicklungsreihe die Schlauchtochterkernserie oder kurz Schlauchkernserie.

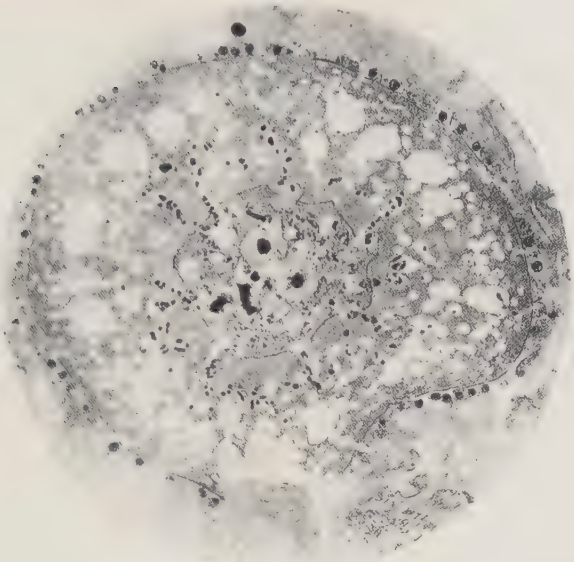

Fig. 3. Photographie; Schlauchkernauswanderung. Zentralkapsel 400 μ.

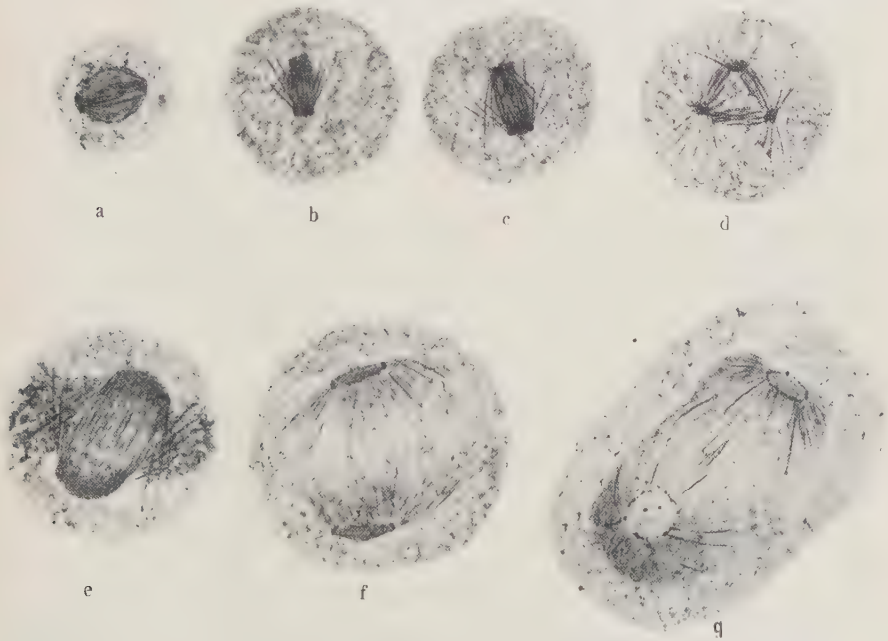

Fig. 4. Verschiedene Stadien von Spindeltochterkernbildung.
Zeiss 2 mm Imm., Oc. 12, mit Abbe's Zeichenapparat gez.

Bei der anderen Serie zeigen die Teilungen der Tochterkerne eine fast achromatische, scharf charakterisierte Tönnchenspindelform (Fig. 4). Diese Spindeln teilen den ganzen Primärkern restlos in Tochterkerne auf.

Zu dieser letzten Vielkernbildung, aus der alsbald die Sporen hervorgehen, führt ein komplizierter Weg.

Zu beobachten ist dabei besonders die stetig zunehmende Größe von Zentralkapsel und Kern, die bei Fig. 11 mit 190 μ beginnt, um bei Fig. 20 mit 880 μ zu enden.

Kurz charakterisiert nenne ich diese Entwicklungsreihe die Spindeltochterkernserie oder einfach Spindelkernserie.

Die jüngsten von mir gefangenen Thalassicollen (Fig. 11) zeigen im Querschnitt einen Kern von fast homogener Grundsubstanz, in dem der von R. Hertwig entdeckte Binnenkörper liegt. Das Endoplasma ist bei diesen jüngsten bisher gefundenen Stadien noch frei von Vacuolen und deren Inhalt.

Bei etwas größeren Tieren beginnt der Kern sich dunkler zu färben, der Binnenkörper zerfällt in Teilstücke, die sich ihrerseits bis auf kleine ovale, stark lichtbrechende Körper auflösen. In einer mittleren Zone des Endoplasma erscheinen große Vacuolen, die gleichfalls von tief dunkel sich färbender homogener Masse erfüllt sind (Fig. 12—14).

Thalassicollen, die noch nicht ausgesprochen einer der beiden oben kurz geschilderten Entwicklungsserien zustreben, zeigen einen Kern, wie ihn Figur 15 wiedergibt. Solche Kerne sind erfüllt von chromatischen Fäden und Brocken, die ihren Ursprung allem Anschein nach dem Binnenkörper verdanken.

Die ursprünglich relativ großen Vacuolen des Endoplasmas werden durch zahlreiche kleinere ersetzt, die eine immer breitere Zone einnehmen (Fig. 13—17).

1. Thalassicollen, aus deren Primärkern stark chromatische Tochterkerne in Schlauchgruppen auswandern.

In einem, nicht für ein bestimmtes Lebensalter der *Thalassicolla* zu normierenden Zeitpunkt ordnen sich die Fäden und

Chromatinbrocken des Kerns bei der Schlauchkernentwicklung nun zu Spiremen an, von denen je zwei in ein bestimmtes Lageverhältnis zueinander treten. Solche Doppelgruppen von Chromosomenknäueln zeigt Fig. 1a und Fig. 5. Die beiden Knäuel einer Gruppe scheinen bereits die Teilungsprodukte eines ersten Knäuels darzustellen, aus dem sie sich, ohne weitere

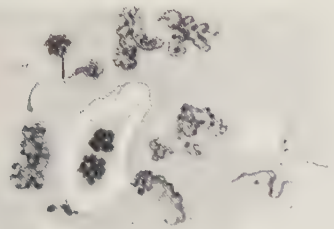

Fig. 5.

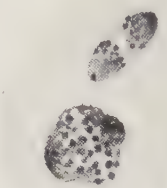

Fig. 6.

Fig. 5 u. 6. Erste Stadien von Schlauchtochterkernen. 2 mm Imm., Oc. 12. Abbe Zeichenapparat.

Spindel- oder Chromosomenteilungsfiguren zu zeigen, herausdifferenziert haben. Die typischen Teilungsfiguren treten erst bei den folgenden Teilungen der Spiremknäuel auf.

Bei diesen Teilungen ordnen sich die Chromosomen zu glockenförmigen Teilungshälften, wie solche auf Fig. 1c u. 6 wiedergegeben sind. Die Chromosomen sind dabei so stark chromatisch, daß bei normaler Differenzierung Centriol und Spindel völlig verdeckt sind. Nur bei einem zeitlich ganz bestimmten, ziemlich langdauernden Differenzierungsverfahren ist es mir gelungen, diese zur Darstellung zu bringen, wie solche in Fig. 6 zu sehen sind.

Das Stadium der Äquatorialplatte scheint bei den späteren Teilungsvorgängen sehr schnell überwunden zu werden, denn man findet bei Individuen, die schon viele Tochterkerne besitzen, fast ausschließlich Spiremtochterkerne oder eine typische Glockenform der Teilhälften, wie sie schon Borgert (1909) sehr charakteristisch zur Darstellung brachte.

Für die weitere Vermehrung dieser Art der Tochterkerne sind in älteren Stadien zwei Punkte charakteristisch:

1. Die Tochterkerne gruppieren sich — noch im Primärkern verbleibend — zu Reihen, die eine schlauchförmige hyaline Grundlage haben (Fig. 1c.)

2. Während die Tochterkerne bei den ersten Einzelteilungen und in jungen Schläuchen noch längere Ruhestadien durchlebten, sind bei ihrer späteren Vermehrung immer weniger Ruhekerne zu finden, das bedeutet für das Anwachsen der Tochterkernzahl eine Progression, für die etwa folgendes Maß festzustellen ist:

a) In den ersten Anfängen der Tochterkernbildung überwiegen die Ruhekerne (Spireme).

b) Bei Beginn der Schlauchgruppierung finden sich etwa gleichviel Ruhekerne wie Teilungsfiguren.

c) Ältere Schläuche zeigen Teilungsfiguren in überwiegender Mehrzahl.

d) In den letzten Stadien vor der Sporenbildung finden sich überhaupt keine Ruhekerne mehr.

Ganz charakteristisch ist nun weiterhin der Vorgang, wie die zunächst in dem Primärkern ruhenden Tochterkernschläuche den Primärkern verlassen.

Fig. 2 zeigt den Primärkern noch mit völlig unverletzter Membran mehr oder weniger erfüllt von Tochterkernschläuchen.

In Fig. 3 haben die Schläuche die Kernmembran durchbrochen und wandern gleichzeitig in das Protoplasma der Zentralkapsel aus.

In Fig. 7 ist der Auswanderungsakt vollendet.

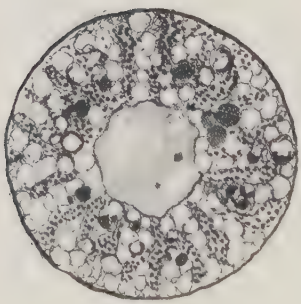

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 7 u. 8. Ausgewanderte Schläuche. Zeichnung nach Phot. Zentralkapsel 500 u. 650 μ.

Wie hier die Schläuche allgemein schon radiäre Richtung haben, so stellen sie sich, das Plasma immer mehr verdrängend, in dem folgenden Stadium (Fig. 8), zu dem alle Übergänge in meinen Prä-

paraten führen, ganz gleich gerichtet, radiär ein, wobei die Schläuche zu immer ausgesprocheneren Gebilden werden, bis sie schließlich das Plasma fast völlig verdrängt und in sich aufgenommen haben (Fig. 9).

In Fig. 9 erscheinen die Schläuche als völlig plasmatische kräftige, langgestreckte Gebilde. Das Präparat ergibt, daß die Tochterkerne hier auffälligerweise fast ausnahmslos (einpolige) Mitosenhälften von Glockenform darstellen, die in den Schläuchen ganz gleichmäßig peripher angeordnet sind. Aus den Querschnitten der Schläuche ergibt sich ferner, daß die Kernhälften überwiegend in der Achtzahl auf die Querschnittperipherie verteilt sind.

Fig. 9.

Das nächste Stadium der Fig. 10, welche einen

Fig. 10.

Fig. 9. Weitere Entwicklung der Schläuche. Zentralkapsel 850 μ.
Fig. 10. Teil aus Zentralkapsel mit Schwärmern. 2 mm Imm., Oc. 8.

Ausschnitt aus einer völlig mit Tochterkernen erfüllten *Thalassicolla* darstellt, schließt sich an Fig. 9 dicht an; dies geht schon daraus hervor, daß auch hier noch Schlauchreihenanordnung zu beobachten ist (Fig. 10 rechter oberer Rand), wiewohl die Kerne sich schon mit einer Plasmaportion umgeben haben.

Bei dieser Schlauchkernserie ist im Gegensatz zu der später zu beschreibenden Spindelkernserie bemerkenswert, daß der Primärkern alle ersten Phasen der Tochterkernbildung überdauert, daß er sich nicht wie bei der Spindelkernserie gewissermaßen selbst in Tochterkerne restlos auflöst, aufteilt, sondern daß nur Teile aus ihm als Tochterelemente auswandern. Die Auswanderung übersteht der Primärkern also zunächst scheinbar ungeschwächt (Fig. 3).

Erst in späteren Stadien (Fig. 7) beginnt sein Degenerieren, das in Fig. 8 schon weit vorgeschritten ist.

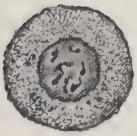

Fig. 11.

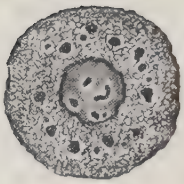

Fig. 12.

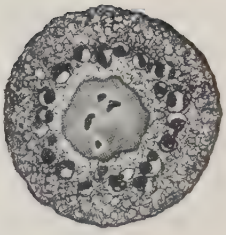

Fig. 13.

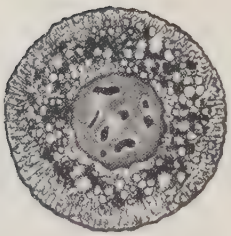

Fig. 14.

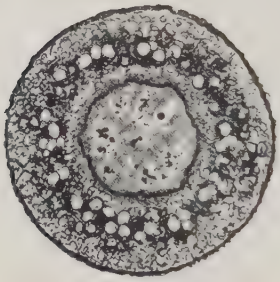

Fig. 15.

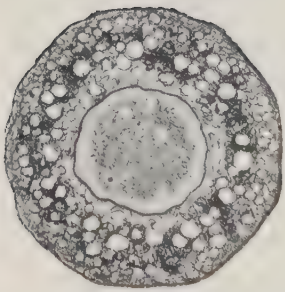

Fig. 16.

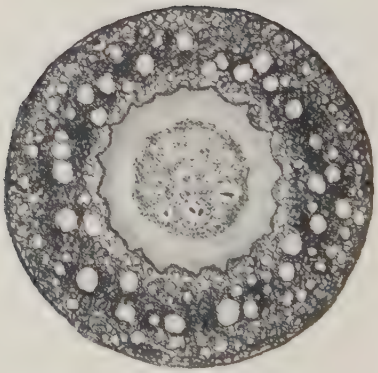

Fig. 17.

Fig. 11—20. Zeichnungen in gleicher Vergrößerung (900 : 1) zum Vergleich
Kleinstes Individuum 190 μ.

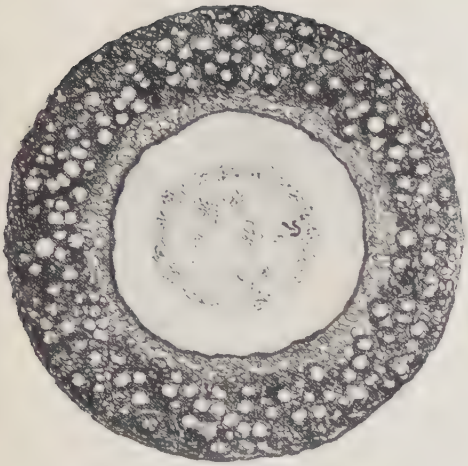

Fig. 18.

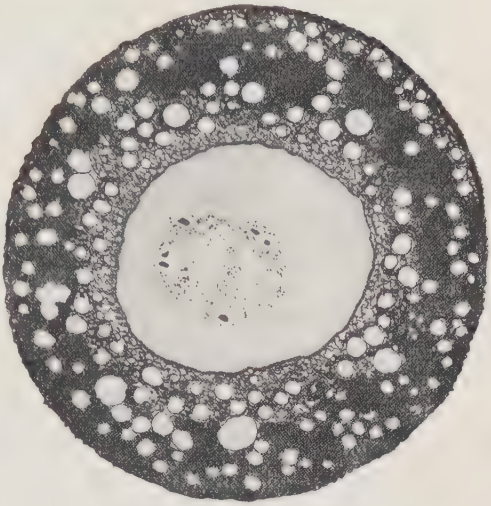

Fig. 19.

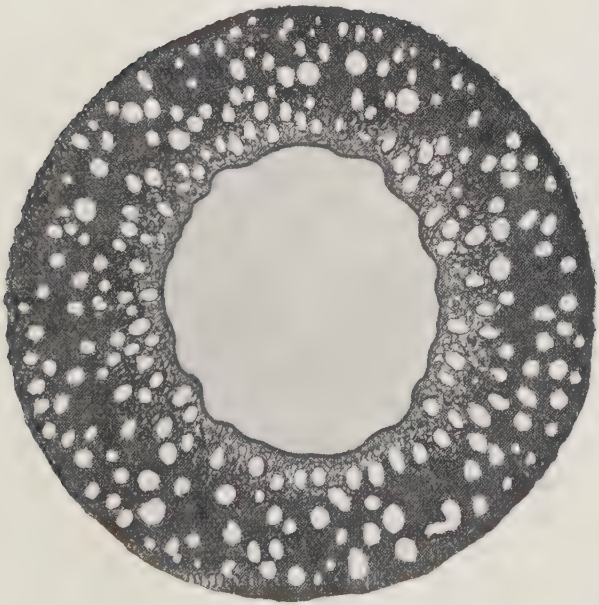

Fig. 20.
der Größen- und Primärkernentwicklung bei der Spindelkernserie.
größtes 880 μ.

2. Thalassicollen, deren Primärkern restlos in Tochterkerne mit chromatinarmen Spindeln zerfällt.

In Fig. 15 haben wir oben ein Stadium erkannt, bei dem eine bestimmte generative Differenzierung noch nicht zu erkennen war.

Bei einer großen Zahl meiner Präparate zeigen nun sowohl bei *Thalassicolla spumida* als auch bei *nucleata* die Tiere mit dem weiteren Größerwerden keine Zusammenknäuelung der in Fig. 1a und 5 wiedergegebenen Spireme zu Tochterkernen, vielmehr beginnt die chromatische Substanz (Fäden und Brocken) des Primärkerns zu schwinden, indem zuerst am Rande des Kerns eine schmale, chromatinfreie Zone auftritt (Fig. 16).

Dabei beginnt das Tier in eine Periode außerordentlich starken Größenwachstums einzutreten (s. Figurenreihe 16—20). Die chromatinfreie Zone wird dabei immer breiter, die restierende Chromatinfadenkugel verliert immer mehr ihr chromatisches Material.

Schließlich ist in Fig. 20 jeglicher Chromatingehalt aus dem Primärkern geschwunden. Je nach der angewandten Fixiermethode zeigen die mächtig angewachsenen oder aufgequollenen Kerne auf diesem Stadium der Chromatinarmut ein ganz homogenes Aussehen (Bouin, Sublimateisessig) oder sind flockig geronnen (Flemming).

Im Stadium der höchsten Chromatinarmut und nach Erreichen seiner Maximalgröße verliert der Kern die anfänglich klar sichtbare Membran. Bei jüngeren Individuen die etwa die Größe der Fig. 16 haben, zeigt die Kernmembran eine Gitterung, die Ähnlichkeit mit einem Rohrstuhlgeflecht hat. Schon in verhältnismäßig jungen Stadien (Fig. 13) tritt durch die Löcher dieses Membrangitterwerkes Kernsaft aus. Auf Schnitten entstehen dadurch Bilder, wie sie Fig. 21 schematisiert wiedergibt. Mit dem Älterwerden der Tiere vergrößern sich diese bruchsackartigen Ausflüsse oft zu großen Zotten. Mit dem Schwinden der Membran schwinden alsbald auch diese Zotten, so daß schließlich der riesengroße membranlose Kern auf Schnitten wieder eine ganz glatt konturierte Kreisscheibe darstellt.

In demselben Maße, wie der Kern an Chromatingehalt verliert, beginnt das Plasma der Zentralkapsel mit dem Größerwerden der Individuen sich immer stärker mit allen Chromatinfarbstoffen zu imbibieren, so daß schließlich im Stadium größter Chromatinarmut des Kerns das Entoplasma tiefdunkel gefärbt ist. Oft enthält der Kern auf dem eben beschriebenen Zustand ein bis drei große stark vacuolisierte Nucleolen.

In diesem an sich schon außergewöhnlichen Zustand erfährt nun der Kern ganz auffallende, bisher an Protozoen in gleichem Maße noch nicht beobachtete Veränderungen, die bei den beiden Species *Thalassicolla nucleata* und *Thalassicolla spumida* in verschiedener Form auftreten.

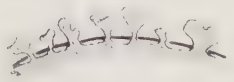

Fig. 21.

Am Rande des großen homogenen farblosen Kerns treten bei *Thalassicolla nucleata* Randstrahlungen, wie sie Fig. 22 wiedergibt,

Fig. 22. Randspindelbildung von *Th. nucleata*. 2 mm Imm., Oc. 12. Abbe.

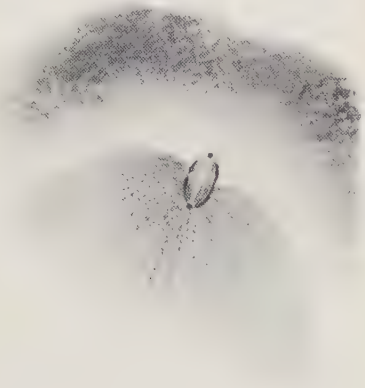

Fig. 23. Fig. 24.

Fig. 23. Randspindel von *Th. spumida*.
Fig. 24. Desgl. von *Th. nucleata*. 2 Imm., Oc. 12.

auf. Die Randstrahlungen der *Thalassicolla spumida* unterscheiden sich von denen der *Thalassicolla nucleata* dadurch, daß ihre einzelnen Strahlen nicht straff gradlinig verlaufen, sondern vielfach geknickt

und verästelt sind (Fig. 23). Aber auch diese retikulären Randstrahlungen zeigen wie die der *Thalassicolla nucleata* eine polare Differenzierung.

Auf der Peripherie des Kernes befinden sich bei *Thalassicolla spumida* kleine bläschenartige Gebilde mit einem oder zwei Körnern (Centriole). Bei *Thalassicolla nucleata* fehlen die ausgesprochenen Bläschen, die Körner (Centriole) liegen dort frei. Bläschen wie freiliegende Körner sind aber polar orientiert. Beim ersten Auftreten der Randstrahlungen behält der Kern zunächst noch seine Kugelform bei, zeigt aber an verschiedenen Stellen schon deutliche Einkerbungen, und zwar am deutlichsten an Stellen, wo die Randstrahlungen sich häufen.

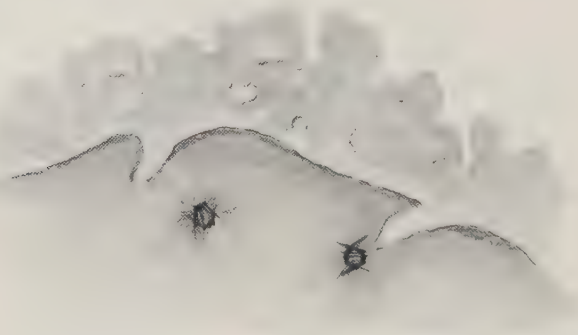

Fig. 25. Randspindeln von *Th. nucleata*. 2 mm Imm., Oc. 8. Abbe.

Je häufiger die Randstrahlungen nun in den Präparaten auftreten, um so mehr werden die ursprünglich kleinen Einkerbungen an der Primärkernperipherie zu großen Ausbuchtungen (Fig. 24). Gleichzeitig aber werden die ursprünglich einpoligen Randstrahlungen (Fig. 24) ersetzt durch zweipolige Teilungsspindeln. Jede der beiden Spindelhälften hat dabei die gleiche Form der ursprünglich einpoligen Randstrahlungen, so daß bei *Thalassicolla nucleata* Randspindelkerne entstehen, wie sie Fig. 24 u. 25, bei *Thalassicolla spumida* solche, wie sie Fig. 26 wiedergibt.

Je zahlreicher diese Tochterspindeln am Rande des Primärkernes auftreten, um so mehr fließt der Primärkern auseinander, bis schließlich die Grenze zwischen Primärkernbezirk und Zentralkapsel-Plasma ganz schwindet, sich die ganze Zentralkapsel mit Tochterkernen erfüllt, welche, ohne Ruhekerne zu zeigen, in lebhafter Teilung begriffen sind.

Die in Figur 4 wiedergegebenen Spindeln entstammen vornehm-

lich einem Individuum, bei dem der Primärkernzerfall gerade eben begonnen hat. In ihrem zentralen Teil hängt die auseinanderfließende Kernmasse noch in großen Partien zusammen. Hier enthält jedes der großen Zerfallstücke noch viele solcher Spindeln. Je kleiner die Teilungsstücke an der Peripherie werden, um so weniger Spindeln enthalten sie, bis schließlich die einzelnen Spindeln nur noch von einer geringen Portion körnigen Chromatins umgeben sind. Die ursprüngliche Form und dunklere Färbung des Primärkerns ist auf dem Präparat noch gut zu erkennen.

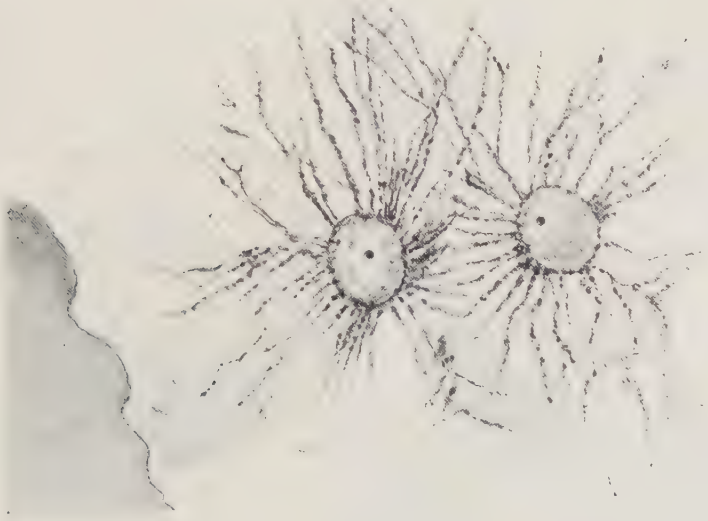

Fig. 26. Randspindeln von *Th. spumida*. 2 mm Imm., Oc. 12. Abbe.

Die Spindeln selbst zeigen alle Übergänge von den kleinsten Centriolteilungen an. Bei diesen jüngsten Stadien liegt in der Mitte einer nach allen Richtungen gleichartigen Strahlung ein Centriol, oft schon deren zwei dicht nebeneinander. In der weiteren Entwicklung stellen die Centriole sich polar, werden zu breiten Polkappen, wobei die Polstrahlungen verloren gehen, und ganz charakteristische Tönnchenformen mit klarer Zentralspindel entstehen. Auch die Polkappen sind von 1 oder 2 Centriolen gekrönt. Beim weiteren Fortschreiten des Teilungsprozesses ist die Anlage von Tochterplatten oft deutlich zu erkennen (Fig. 4e). Dabei breitet sich das polständige chromatische Material zu großen, kreisrunden

Polkappen aus, in deren Mitte regelmäßig zwei sich scharf abhebende Körner (Centriole) liegen (Fig. 4g).

Fig. 4g gibt die eine der beiden Polkappen von oben (in Richtung der Polachse) gesehen wieder. Hier hat sich das wenige chromatische Material (Tochterplatten?) in Körnern an der Peripherie der Polkappe angesammelt. In der Mitte liegen die beiden oben genannten Körner (Centriole). Homolog der von Hartmann und Hammer für Collozuum beschriebenen Entstehung der multiplen Mitosen (1909 Taf. III, Fig. 1) kommt es auch hier bei den eben geschilderten Teilungsvorgängen zu 3- und 4poligen Spindelfiguren (Fig. 4d).

3. Binnenkörper und Nucleolen.

Hier ist noch einmal im Zusammenhang auf die im Kern befindlichen Körper einzugehen.

R. Hertwig hat (1876) im Kern einer jungen *Thalassicolla* einen vielfach gewundenen Körper entdeckt und lebend untersucht, dem er den Namen Binnenkörper gab.

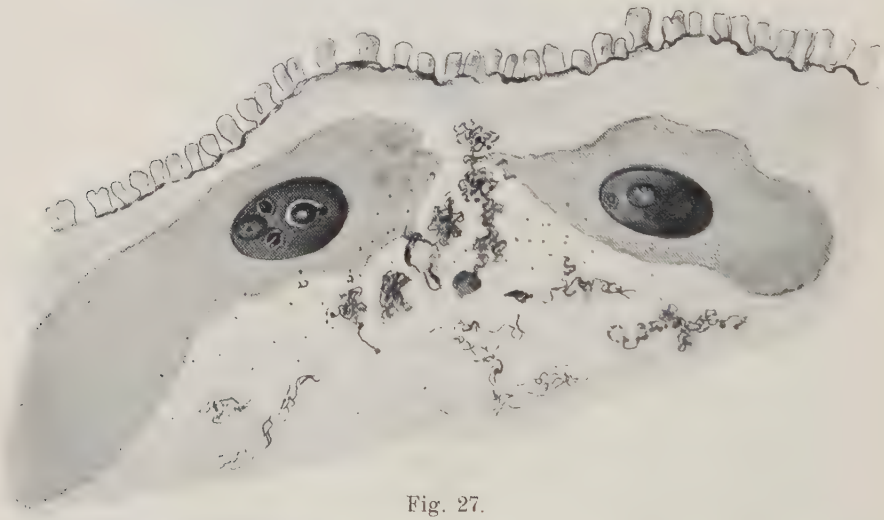

Fig. 27.

Auflösung des Binnenkörpers zu Chromatinfäden und Nucleolen. 2 mm Imm., Oc. 12.

Auch ich habe in mehreren ganz jungen Tieren diesen Körper gefunden. Auf einzelnen Schnitten durch solche Tiere (Fig. 11, 12, 14) macht es den Eindruck, als ob es sich um große Nucleolen handele; doch ergibt ein Vergleich der nebeneinander liegenden Serienschnitte, daß hier ein großer zusammenhängender, wurstartiger

vielverschlungener Körper vorliegt, der sich mit Kernfarbstoffen (von mir gefärbt mit Delafield-Hämatoxylin) färbt, während der umliegende Kernsaft sich nur wenig färbt.

In etwas älteren Tieren zerfällt dieser Körper in einzelne Stücke und gibt gleichzeitig stark chromatische Fäden, Brocken und Körner an den Kernsaft ab, so daß der Kern schließlich nur noch wenige Reststücke des ursprünglichen Binnenkörpers zeigt (Fig. 15). Allem Anschein nach sind diese Reststücke die Grundlage für die späteren Nucleolen; denn sie zeigen, wie in Fig. 27 zu sehen ist, schon jene ovale oder kuglige Form und erste Anfänge einer vacuoligen Struktur, die mit dem Älterwerden der Tiere immer klarer zum Ausdruck kommt.

Die dem Binnenkörper entstammenden Chromatinfäden und -brocken erfüllen schießlich den ganzen Kern. Wir sahen oben, welche Rolle ihnen bei der Bildung der Tochterkerne der Schlauchkernserie zufällt, und werden darum, wie im letzten Kapitel ausgeführt werden soll, dem Binnenkörper eine ganz spezielle Bedeutung zuschreiben können (S. 33).

4. Befunde an Thalassicollen mit zwei Kernen, von denen der eine den in Abschnitt IV, 1, der andere den in IV, 2 beschriebenen Kernen entspricht.

Die wenigen Individuen, die mir von zweikernigen Thalassicollen vorliegen, gehören sämtlich der Species *spumida* an. Aus den Präparaten geht mit aller Deutlichkeit hervor, daß hier beide oben getrennt beschriebenen Primärkernarten nebeneinander in einem Tier vereint liegen.

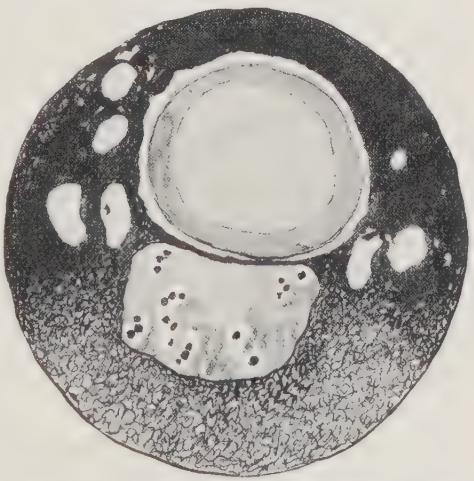

Fig. 28. Doppelkernige *Th. spumida*, oben Spindelmutterkern, unten Schlauchmutterkern mit Tochterkernen.

Fig. 28 gibt ein in Sublimat-Alkohol fixiertes Tier wieder. In einer hellen Plasmazone liegt (im Bilde oben) ein großer Kern, der völlig dem Primärkern der Spindelkernserie gleicht. Er ist auf dem Zustande der fast völligen Achromasie. Wie bei jenem Zustand oben beschrieben, enthält

auch dieser Kern wenige große, stark vacuolige Nucleolen. Die ihn umgebende schmale Plasmazone ist chromatinreicher als der Kern selbst.

Der zweite (im Bilde unten liegende) Kern entspricht völlig dem Primärkern der Schlauchkernserie. Die Membranen zeigen die gleiche Gitterung. Der aus dem zweikernigen Tiere stammende Primärkern zeigt bereits völlig entwickelte Schlauchtochterkerne in Gruppen. An vielen Stellen sind diese Kerne bereits in Teilung begriffen und haben dabei genau die gleichen stark chromatischen Mitosen, wie sie für die Schlauchkernserie oben als typisch dargestellt wurden. Auch Exemplare, bei denen diese Kernschläuche schon in der Auswanderung begriffen sind, liegen mir vor.

5. Kurze Rekapitulation der Befunde.

Als Hauptergebnisse der Befunde sind folgende Punkte festzuhalten:

1. Bei der *Thalassicolla spumida (gelatinosa)* wurde eine erste Entwicklungsreihe (Schlauchkernserie) aufgestellt, die nach der Literatur (Hertwig und Brandt (1905)) aber auch der *Thalassicolla nucleata* zukommt.

Hier knäueln sich im Primärkern stark chromatische, relativ dicke Fäden zu Tochterkernen zusammen, die in Schläuchen vereint aus dem Primärkern auswandern. Im Plasma erhalten die ursprünglich gelatinösen Schläuche unter starker Vermehrung ihres Kerninhaltes selbst eine plasmatische Grundlage und teilen sich schließlich zu Sporen auf, deren jede einen Kern und eine Portion Protoplasma des Schlauches erhält.

Der Primärkern bleibt zunächst erhalten, seine Reste schwinden erst bei der Sporenbildung.

2. Bei *Thalassicolla spumida (gelatinosa), nucleata* (und *Thalassoxantium)* wurde eine zweite Entwicklungsreihe (Spindelkernserie) aufgestellt, bei der der Primärkern sein gesamtes chromatisches Material an das Protoplasma in kleinen Körnern zerstäubt abgibt. Im Primärkern bildet sich hierdurch zunächst eine Chromatinfaden (Rest-)Kugel, die schließlich auch schwindet, so daß der Kern achromatisch wird. In diesem Zustande treten Chromatinkörner (Centriole), oft in kernartige Bläschen eingeschlossen, an der Kernperipherie auf, welche die Pole von Strahlungen bilden, die senkrecht zur Kernmembran stehen. Mit dem Beginn des Randzerfalles des Primärkerns werden die ursprünglich einpoligen Strahlungen zu

zweipoligen, d. h. sie zeigen ihre Natur als Tochterkerne durch klare Spindelteilungsfiguren mit Polbläschen und Centriolen. (Fig. 4, 24, 25.) Ruhekerne fehlen während der ganzen Dauer der ersten Tochterkernbildung und Vermehrung. Erst kurz vor der Sporenbildung knäueln sich feine perlschnurartige mit kleinsten Chromatinbröckchen besetzte Fasern zu Kernen auf, die mit einer fettkörnerreichen Portion Plasma die Sporen bilden.

3. Die Kerntypen der Serie I und II finden sich auch in einem Individuum vereint vor. Wegen ihres seltenen Auftretens konnte ich vollständige Serien dieser Tiere bis zur Sporenbildung nicht aufstellen. Doch fanden sich Individuen, bei denen der eine Kern Achromasie mit randständigen Spindelkernen und Randstrahlungen zeigte, während der andere Kern ganz klare Schlauchtochterkerne aufwies.

Zentralkapselmembran, Kernmembran und Extrakapsularium stimmen völlig mit den entsprechenden Elementen der *Thalassicolla spumida* überein.

V. Deutung der Befunde und kritische Literaturbesprechungen.

Bei der Deutung der besonders in der Spindelkernserie sich abspielenden Vorgänge stehen die qualitativen Beziehungen zwischen Kern und Protoplasma im Vordergrund des Interesses.

Die jüngsten Stadien der Radiolaren blieben der wissenschaftlichen Erforschung aus den oben erwähnten Gründen bisher verschlossen. Die durch Tiefenströmungen besonders bei Messina an die Meeresoberfläche gelangenden Tiere haben schon eine voll entwickelte Zentralkapsel mit relativ großem Kern, in dem der große vielverschlungene Binnenkörper liegt.

1. Der Binnenkörper und die Genese der Tochterkerne.

Die Bedeutung des Binnenkörpers in den jungen, von mir gefundenen Stadien (den jüngsten bisher beschriebenen) ist eine große. Schon im Leben unterscheidet er sich durch sein körniges Aussehen von der wasserklaren Kernflüssigkeit ganz wesentlich.

Der Binnenkörper, der nur in jungen Stadien noch nicht in Teilstücke zerfallen ist (Fig. 11 u. 12), ist, wie wir sahen, nicht auf gleiche Stufe zu stellen mit den Nucleolen späterer Stadien.

Vielmehr deutet alles darauf hin, daß das chromatische Material (Chromatinfäden und Brocken), welches zum Aufbau der Tochterkerne der Schlauchkernserie verwandt wird, dem Binnenkörper entstammt.

Wir gehen also wohl in der Annahme nicht fehl, in dem Binnenkörper ein vielwertiges Caryosom zu erblicken, das die Anlage zu vielen Tochterkernen enthält und aus einem einwertigen Caryosom (in noch unbekannter Weise) von heute noch nicht gefundenen Jugendstadien hervorgegangen ist. Ich schlage daher den Namen Polycaryosom vor.

Dafür sprechen mit besonderer Deutlichkeit die Kerne der kleinsten, also jüngsten von mir gefundenen Tiere (Fig. 11—14). Hier zeigt der Kern die noch reine Kernsaftflüssigkeit mit tiefdunkel tingierten Binnenkörpern. Außerdem zeigt aber der Kern keine klare Kernmembran. Es stellt also, wenn wir uns ein hypothetisches Bild eines Jugendkernes der *Thalassicolla* entwerfen wollen, der Kern dort wohl ein membranloses Gebilde dar, das besteht aus a) reinem Kernsaft, b) Caryosom.

Die Polycaryosomnatur des Binnenkörpers dokumentiert sich in der weiteren Entwicklung am deutlichsten bei der Schlauchkernserie, bei der klar zu verfolgen ist, wie aus den dem Binnenkörper entstammenden Chromatinfäden sich Tochterkernspireme zusammenknäueln.

Komplizierter sind die Verhältnisse bei der Spindelkernserie. Dort ist aus der Figurenreihe 11—20 deutlich zu erkennen, wie mit dem fortschreitenden Wachstum des Individuums das Endoplasma in demselben Maße an Färbbarkeit gewinnt, als der Chromatingehalt des Kerns abnimmt. Das drängt die Annahme auf, daß hier eine Chromatinabwanderung aus dem Kern in das Endoplasma erfolgt.

Erst nachdem der Kern seinen Chromatingehalt anscheinend völlig verloren hat, treten an seiner Peripherie Randstrahlungen auf, die sich in der weiteren Entwicklung zu klaren Teilungsspindeln, d. h. zu Tochterkernen (noch immer am äußersten Rande des Primärkernes) ausbilden. Bilder, wie sie Fig. 24 u. 25 wiedergeben, zeigen, wie die Tochterkerne von außen kommend sich förmlich in die Kernperipherie hineindrängen. So scheint auch hier, wenn auch nicht so klar wie bei der Schlauchkernserie der Kreis der Entwicklung der Tochterkerne geschlossen: Das chromatische Material des Binnenkörpers ergießt sich in den ursprünglich homogenen Kernsaft,

wandert alsdann in das Plasma aus, um schließlich an der Peripherie des achromatisch gewordenen Primärkerns wieder als Bildner der Tochterkerne aufzutreten.

2. Hertwig's Chromidienlehre und Hartmann's Energidenlehre.

Die bei *Thalassicolla* so auffällig zutage tretenden qualitativen Beziehungen zwischen Kern und Plasma bilden mit ihrer starken Chromatinauswanderung geradezu ein Schulbeispiel für R. Hertwig's Chromidienlehre.

Wie bei primitiveren monoenergiden Formen des Protistenreiches (*Entamöba tetragena*) das Caryosom chromatische Substanz an den Außenkern abgibt, so wird im normalen Verlaufe der Kern zunächst auch hier stark chromatisch, d. h. aus den Polycaryosomen werden die chromatischen Elemente an den Kernsaft abgegeben.

Durch das hoch entwickelte Sieb der Kernmembran führt die Kernflüssigkeit alsbald die chromatische Kernsubstanz dem Protoplasma zu. So entsteht das Chromidium.

Die Erhaltung des vegetativen Lebens des Individuums erheischt schon in den jüngsten Lebensphasen lebhafte Stoffwechselvorgänge. Vor allem bietet die Umgebung dem Tier Sauerstoff und alle anderen, für das vegetative Leben nötigen Stoffe und löst durch seine intime Berührung (Rhizopodien-Osmose) mit dem Protoplasma in diesem Reize aus, welche vielleicht ihrerseits durch das Protoplasma auf den Kern so wirken, daß er zu der oben geschilderten dispergierenden Tätigkeit (Chromidienbildung) angeregt wird.

Mit den Chromidien scheinen nun nach meiner Auffassung Elemente aus dem Primärkern auszuwandern, die die Grundlage bilden für die demnächst im Plasma heranwachsende Tochterkerngeneration.

Ein solches Heranwachsen kann auf zweierlei Art geschehen. Entweder im Plasma selbst, wobei alle dort liegenden Nährstoffe aufgebraucht und das Plasma völlig überwuchert wird; dabei wird der Primärkern zu einem nutzlosen Gebilde, das degeneriert (Beispiel: Borgert 1909 *Aulacantha*). Oder aber der Kern übt noch seine alte Anziehungskraft auf jene Tochterelemente aus, daß sie zu ihm — in verjüngter Gestalt — zurückkehren und ihn von neuem durchsetzen.

Der Kern der *Thalassicolla* entledigt sich also bei der Spindelkernserie, wie wir sahen, vor Eintritt in die Tochterkernbildung anscheinend völlig jeden Chromatingehaltes, er scheint auf

Stadien, wie sie Fig. 20 wiedergibt, absolut homogen, achromatisch.

Es ist dies ein bedeutsames Moment, denn es stellt gewissermaßen den extremsten Fall von Chromidienbildung dar, einen derjenigen Fälle, von denen R. Hertwig (1908) sagt,

> „daß uns die Kernplasmarelation hier ganz im Stiche läßt, das sind Fälle, in denen nucleare Substanzen außerhalb des Kernes vorhanden sind, in denen somit Größenbestimmungen des Kernes für die Menge des tatsächlich vorhandenen Kernmaterials keinen Maßstab liefern."

Wie hier die *Thalassicolla* einen extremen Fall darstellt, so gibt es aber auch, wie überall im Organismenreich, Übergänge von Fällen, bei denen die Lehre der Plasmarelation volle Gültigkeit hat, zu solchen, bei denen sie uns im Stich läßt. Für solche Übergänge wird man den Satz aufstellen können, daß je mehr die qualitativen Beziehungen zwischen Kern und Plasma (Chromidien) in den Vordergrund treten, um so weniger für die quantitativen (Kernplasmarelation) irgendeine allgemeine Korrelationsnorm aufzustellen ist.

In all diesen Beziehungen, die gerade die *Thalassicolla* zu den Lehren R. Hertwig's insbesondere zu der Chromidiallehre hat, kommen nun weitere Gesichtspunkte durch die Energidenlehre Hartmann's, die hier als bekannt vorausgesetzt werden muß. In ihren Grundzügen ist sie in der Trichonymphiden-Arbeit Hartmann's (1910) Abschnitt II, 1 wiedergegeben.

Wenn wir bei der Spindelkernserie deutlich sahen, wie das Chromatin, einem Polycaryosom entstammend, sich zunächst in viele Tochterelemente zerlegte (die Chromatinfäden), wenn wir weiter sahen, wie diese einzelnen Tochterelemente den Kern verließen und mit dem Chromatin des Endoplasmas und fettähnlichen Substanzen in der Zentralkapsel durchmengt ein unentwirrbares Gemenge darstellten, dem wir als einem chromatischen Kernderivat den Namen *Chromidium* geben, so erkennen wir an diesem Beispiel aufs klarste,

1. daß in einem solchen Chromidium idiochromatische Substanz (Sporetien Goldschmidt's) oder ein sog. generatives Chromidium eng verbunden liegt mit einem zweiten, dem „Trophochromidium".

Wenn wir nun weiter sahen, wie aus solchem Chromidium sich die alten schon im Primärkern erkannten Tochterelemente wieder

herauskristallisieren, um in zahllosen Centriolbläschenkernen, die je ein Netz von idiogenerativem Chromatin umgibt, wieder an den achromatischen Primärkern heranzutreten und in und aus ihm tausende von Tochterkernen (Monocaryen) zu bilden, so erkennen wir,

2. daß ein solches Chromidium ein Netz oder Gewirre darstellt, in welchem zeitweise morphologisch kaum zu differenzierende, zahllose, dem Primärkern (Polycaryon) entstammende Monocaryen dispergiert liegen, von denen einem jeden der Formwert eines Tochtermonocaryons zukommt.

Licht in das Dunkel eines solchen kompliziert entstehenden Chromidiums bringen gerade solche Beispiele, bei denen wie hier in derselben Tierspecies noch eine zweite Art der Vielkernbildung leicht vergleichbar herläuft: Neben der Spindelkernserie die einfachere Schlauchkernentwicklung.

Denn auch den Austritt der Schlauchkerne aus dem Primärkern könnte man als eine Art Chromidienbildung auffassen. Hier ordnen sich eben schon im Polycaryon (Primärkern) die Tochterenergiden, statt in Auflösung zu geraten, zu Tochtermonocaryen, teilen sich mitotisch weiter, und, statt ungeordnet, aufgelöst auszuwandern, treten sie morphologisch individualisiert ins Protoplasma ein. Es ist klar, daß physiologisch ihrer Verlagerung ins Plasma die gleiche Bedeutung zukommt, wie einer echten „Chromidienbildung", nämlich Berührung mit den Nährstoffen des Plasmas. Daß dieser Kontakt mit dem Plasma aber ein viel geringerer ist, als wenn sich die Tochterelemente zu Chromatinstaub wie bei der Spindelkernserie auflösen, ist gleich einleuchtend. Dennoch aber kommt dem Chromidium bei der Spindelkernserie derselbe Wert zu, wie bei der Schlauchkernserie, nämlich der Wert zahlloser aus dem Primärkern (Polycaryon) stammender einzelner Tochterenergiden, Tochtermonocaryen. Denn wenn sie hier auch während einer anscheinend wichtigen Nährperiode im Plasma ungeordnet verstreut (latent) liegen, so beweist nach meiner Auffassung doch ihr Auswandern aus dem Primärkern in das Chromidium und ihr Rückwandern als schon präformierte Tochterelemente aus dem Chromidium zum Primärkern ihre tatsächliche Existenz im Chromidium.

In diesem Sinne kann man hier sagen: Das Chromidium ist nach Entstehung und Formwert ein Komplex im Plasma liegender Tochterenergiden des Primärkerns.

So sehen wir, daß die Hartmann'sche Energidenlehre die Hertwig'sche Chromidienlehre einerseits erweitert und andererseits auch

dem Bestreben mancher Autoren, diese Lehre weiter auszubeuten, als dies im Sinne ihres Gründers stand, eine Schranke setzt.

Diese Grenze normiert Hartmann (1911) in seiner Trychonymphiden-Arbeit dahin, „daß fast alle bisher beschriebenen Fälle von sogenannten generativen Chromidien . . ., soweit es sich überhaupt um generative Elemente dabei gehandelt hat, sich auf das Freiwerden von Einzelkernen (Monocaryen) eines Polycaryons zurückführen lassen".

In vollem Umfange trifft dies auf die beiden beschriebenen Entwicklungsreihen von *Thalassicolla* zu.

Dies ist schon in der Hartmann-Hammer'schen Arbeit (1909) durch Hartmann im Prinzip zum Ausdruck gebracht. Freilich war es damals an der Hand des wenigen geschnittenen Materials noch nicht möglich, diese Behauptung mit ausreichendem Tatsachenmaterial zu belegen.

Literaturverzeichnis.

Borgert, A. (1900): Untersuchung über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von Aulacantha scolymantha. I. Teil. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. der Tiere Bd. 14 Heft 2.

— (1909): Dasselbe. II. Teil. Arch. f. Protistenk. Bd. 14 Heft 2.

Brandt, K. (1881): Über das Zusammenleben von Tieren und Algen. Verh. der Physiol. Ges. Berlin, 11. Nov. 1881.

— (1885): Die koloniebildenden Radiolarien (Sphärozoen) des Golfes von Neapel. Fauna und Flora d. G. v. N. XIII. Monographie.

— (1890): Neue Radiolarienstudien. Mitteil. d. Vereins Schleswig.-Holstein. Ärzte Heft 12 1890.

— (1895): Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien und anderen pelagischen Tieren. 1. Untersuchungen über den hydrostatischen Apparat von Thalassicollen und koloniebildenden Radiolarien. Zool. Jahrb. Bd. 9 Heft 1.

— (1902): Beiträge zur Kenntnis der Colliden. Arch. f. Protistenk. Bd. 1 Heft 1.

— (1905): Beiträge zur Kenntnis der Colliden. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 Heft 3.

Bütschli (1882): Protozoa. Bronn's Kl. u. Ordn. d. Tierreichs Bd. 1 Lief. 10—13.

Cienkowski, L. (1871): Über Schwärmerbildung bei Radiolarien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 7 p. 371 1871.

Doflein, F.: (1909): Lehrbuch der Protozoenkunde.

Dönitz, W. (1871): Beobachtungen über Radiolarien. Arch. f. Anat. u. Phys. 1871 p. 71.

Gaidukow (1906): Berichte der deutschen bot. Gesellschaft Bd. 24 1906.

– : Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie in der Biologie und in der Medizin. Verlag Gustav Fischer, Jena.

Goldschmidt, R. (1905): Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 5 1905.

Haeckel, Ernst (1862): Die Radiolarien (Rhizopoda Radiaria). Eine Monographie. Berlin 1862.

— (1865): Über den Sarkodekörper der Rhizopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 15 p. 342 1865.

— (1887): Report on the Radiolaria. The voyage of H. M. S. Challenger Zool. Vol. 18.

Huxley, Th. (1851): Zoological Notes and Observations. III. Upon Thalassicolla, a new Zoophyte. Ann. a. Mag. Nat. Hist. S. 2 Vol. 8 p. 433 1851.

Haecker, V. (1906): Über einige große Tiefsee-Radiolarien. Siebente Mitteilung über die Radiolarien der „Valdivia"-Ausbeute. Zool. Anz. Bd. 30 Nr. 26 1906.

— (1907): Über Chromosomen- und Sporenbildung bei Radiolarien. Zehnte Mitteilung über die Radiolarien der „Valdivia"-Ausbeute. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 17. Jahresversammlung zu Rostock und Lübeck 1907.

— (1908): Tiefsee-Radiolarien. Wiss. Ergebn. d. Deutsch. Tiefsee-Expedition Bd. 19.

Hartmann, M. (1904): Die Fortpflanzungsweisen der Organismen. Biol. Centralbl. Bd. 14 Heft 1, 2.

— (1908): Eine neue Dysenterie-Amöbe. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 12 Beiheft 5.

— (1909): Polyenergide Kerne. Biol. Centralbl. Bd. 29.

— (1910): Die Konstitution der Protistenkerne. Fischer, Jena.

— (1910): Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Trichonymphiden. Festschr. z. 60 Geburtstage R. Hertwig's Bd. 50 1910.

Hartmann u. Hammer (1909): Untersuchungen über die Fortpflanzung von Radiolarien. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin 1909 Heft 4.

Hartmann u. Prowazek (1907): Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk. Bd. 10.

Hertwig, R. (1876): Zur Histologie der Radiolarien. Leipzig.

— (1879): Der Organismus der Radiolarien. Jenaer Denkschrift Bd. 2.

— (1898): Über die Bedeutung der Nucleolen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München Bd. 14.

— (1898): Über Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. 2. Kl. Bd. 19 Abt. 3 1898.

— (1902): Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. 1 1902.

— (1903a): Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. München, Verlag Lehmann.

— (1903b): Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 23 1903.

— (1907): Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München.

Huth, Walther (1911): Über die Fortpflanzung von Thalassicolla nebst Bemerkungen zu der Arbeit von Moroff: „Vegetative und reproduktive Erscheinungen von Thalassicolla." (Vorläufige Mitteilung.) Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde Nr. 1 Jahrg. 1911.

Karawaiew, W. (1895): Beobachtungen über die Struktur und Vermehrung von Aulacantha scolymantha Haeck. Zool. Anz. 18. Jahrg. 1895.

Karawaiew, W. (1896): Beobachtungen über Radiolarien. Schriften d. naturf. Ges. Kiew Bd. 14 Heft 2 1896. (Russisch mit deutscher Tafelerklärung.)

Ludwig, K. (1908): Zur Kenntnis der Thalassicolliden.

Meyen, F. (1834): Beiträge zur Zoologie, gesammelt auf einer Reise um die Erde: Agastrica, Palmellaria. Nov. Act. Acad. Leop. Carol. Tom. 16 Suppl. p. 160 1834.

Moroff (1910): Vegetative und reproduktive Erscheinungen von Thalassicolla. Festschrift zum 60. Geburtstage R. Hertwig's Bd. 1 1910.

Moroff u. Stiasny (1909): Über den Bau und die Fortpflanzung von Acanthometra. Centralbl. f. Physiol. Bd. 22 Nr. 19.

Müller, Joh. (1858): Über die Thalassicollen, Polycystinen und Acanthometren des Mittelmeeres. Abh. d. kgl. Akad. zu Berlin 1858. (Zum größten Teil schon enthalten in den Berichten der Akademie 1855 p. 229 u. 671, 1856 p. 474, 1858 p. 154.)

Schneider, A. (1858): Über zwei neue Thalassicollen von Messina. Müller's Archiv 1858 p. 38.

— (1867): Zur Kenntnis des Baues der Radiolarien. Arch. f. Anat. u. Phys. 1867 p. 509.

Stiasny, G. (1910): Über die Beziehung der sogenannten „gelben Zellen" zu den koloniebildenden Radiolarien. Arch. f. Protistenk. Bd. 19 1910.

Stuart, Alex (1870): Neapolitanische Studien. Göttinger Nachr. 1870 Nr. 6.

Verworn, M. (1891): Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Arch. f. ges. Physiol. Bd. 51. Bonn.

— (1893): Über die Fähigkeit der Zelle, aktiv ihr spezifisches Gewicht zu verändern. Arch. f. ges. Physiol. Bd. 53. Bonn.

Wallich (1869): Observations on the Thalassicollidae. Ann. a. Mag. Nat. Hist. S. 4 Vol. 3 p. 97 1869.

Lebenslauf.

Ich bin geboren am 8. Oktober 1875 als zweiter Sohn des Majors Johann Ernst Huth und seiner Frau Emilie geborenen Detmers, zu Altenburg, Herzogtum Sachsen-Altenburg. Ich besuchte das Kgl. Gymnasium zu Dresden-Neustadt, das ich mit dem Abiturientenzeugnis 1895 verließ.

1896 wurde ich Offizier, war von 1899—1902 Adjutant, wurde 1903 auf die Kriegsakademie kommandiert, der ich drei Jahre angehörte. 1908 suchte ich den Abschied nach, um mich dem Studium der Naturwissenschaften zu widmen.

Ich hörte drei Semester in München bei den Herren Professoren v. Baeyer, Frank, v. Goebel, v. Hertwig, Mollier, Neumeyer, Ranke, Röntgen, Rückert und fünf Semester in Berlin bei den Herren Branca, Brauer, Claussen, Degener, Hartmann, Heymons, v. Luschan, Rubner, F. E. Schulze. Die Promotionsprüfung legte ich am 22. Mai 1912 ab.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.